УДК 599.232.4

И. В. Загороднюк

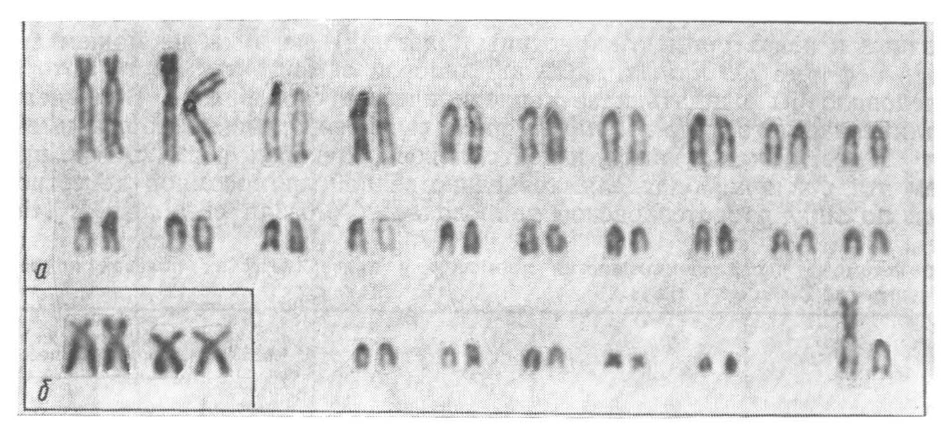
КАРИОТИП, СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС PITYMYS UKRAINICUS (RODENTIA)

Кустарниковые полевки являются одной из наименее изученных групп грызунов европейской части СССР. Долгое время они оставались вне поля зрения фаунистов и экологов и лишь после описания *Pitymys ukrainicus* Vinogradov, 1922 и *Pitymys subterraneus transvolgensis* Schaposchnikov et Schanev, 1958 появились первые и до сих пор немногочисленные работы, посвященные их экологии и распространению. До недавнего времени считалось общепринятым отнесение этих двух форм к *Microtus (Pitymys) subterraneus* Selys-Longchamps, 1836 (Бобринский и др., 1965; Громов, Поляков, 1977; Niethammer, 1982). Однако в последних систематических сводках (Громов, Баранова, 1981; Павлинов, Россолимо, 1987; Н. Н. Воронцов, личное сообщение) высказано предположение о возможной видовой самостоятельности формы *ukrainicus* и, соответственно, о наличии в фауне СССР более чем одного вида из группы *subterraneus*. Учитывая высокую степень кариологической дифференциации европейских форм *Pitymys* в целом и политипического вида *M. (P.) subterraneus*, в частности, для решения вопроса о таксономическом статусе формы *ukrainicus* было проведено сравнительное исследование ее кариотипа.

Материал и методика. Материалом послужили сборы *M.* cf. *subterraneus* из двух точек среднего Приднепровья: 5 ♂ и ♀ из урочища «Теремки» в окр. Киева (старый яблоневый сад) и ♀ из Каневского заповедника (грабовая дубрава). Для сравнения изучены кариотипы 2 ♂ *M. subterraneus* из Восточных Карпат (Раховский р-н Закарпатской обл., подножье горы Пожежевская и вершина горы Петрос) и ♂ *M. dagestanicus* с Северного Кавказа (Осетия, пос. Дзинага Ирафского р-на, кустарниково-травянистые заросли у реки). Хромосомные препараты приготовлены, окрашены и проанализированы по стандартным методикам (Орлов, Булатова, 1983). В ряде случаев животных отлавливали ловушками-давилками типа «Геро», после чего препараты получали, используя кратковременную культуру клеток (Козловский, 1984). Для определения границ распространения вида на территории СССР были проанализированы коллекционные сборы этого вида полевок (всего около 380 экз. из 43 локалитетов), хранящиеся в зоологических музеях Московского и Киевского университетов, Зоологического института АН СССР (Ленинград) и Института зоологии АН УССР (Киев). Автор благодарит С. В. Межжерина, В. В. Ткача, С. И. Золотухину и О. Н. Котлярова за помощь в отлове животных.

Результаты и их обсуждение. Кариотипы всех исследованных особей кустарниковых полевок из Приднепровья и Карпат оказались сходными. Хромосомный набор у этих особей представлен 52 большей частью акроцентрическими элементами, 2n=52, NF=60 (рис. 1). Первые две пары аутосом сходны по своим размерам, но заметно отличаются от других своими большими размерами и формой (соответственно Ст- и См-центрические). Последующие 21 пара (с 3-й по 23-ю) образуют непрерывный ряд постепенно уменьшающихся акроцентрических элементов, который замыкают пара мелких метацентриков и пара наименьших акроцентриков. 16-я размерная пара аутосом не является строго акроцентрической и на слабоспирализованных пластинках ясно видны небольшие дополнительные плечи. Половые хромосомы представлены метацентрической X-хромосомой, сравнимой по размерам с наибольшими акроцентриками набора, и акроцентрической Y-хромосомой, равной по длине одному из плеч X-хромосомы.

Одна из особей *M. subterraneus* из Карпат (гора Пожежевская) оказалась гетерозиготной по перицентрической инверсии в первой паре аутосом, представленной у нее соответственно Ст-(норма) и См-центрическим (инверсия) элементами (рис. 1, *б*). Кустарниковая полевка



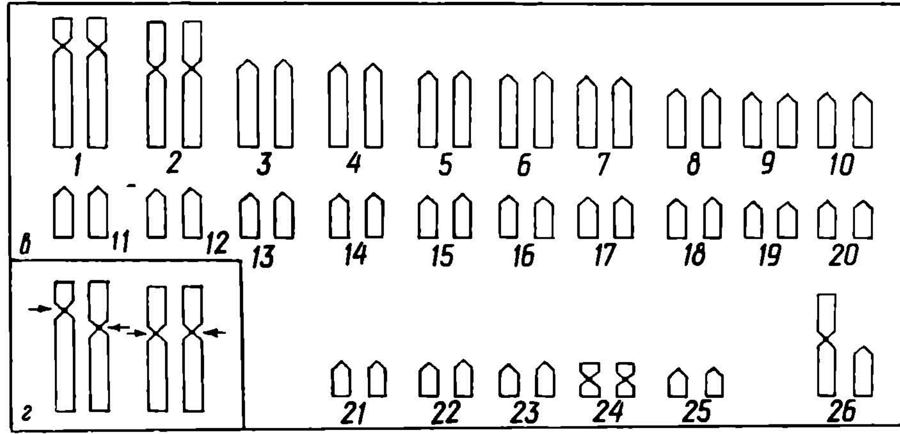


Рис. 1. Хромосомный набор самца *M. subterraneus ukrainicus* из Среднего Приднепровья (*а*) и крупные двуплечие аутосомы из хромосомного набора самца *M. subterraneus* ssp. из Восточных Карпат (*б*). Для сравнения представлены идиограммы нормального диплоидного набора и крупных двуплечих аутосом, (одна из которых инвертирована (Ст—См) *M. s. subterraneus* (*в*, *г*) из Чехословакии (по данным из работ Kral, 1972 и Kral, Zima, 1978).

из Северной Осетии, которая по внешней и краниальной морфологии довольно близка к остальным изученным нами особям, имеет 2n=54 и NF=57 (♂) и по кариотипу диагностируется как 54-хромосомная форма дагестанской кустарниковой полевки — *M. (P.)dagestanicus*. Ее кариотип отличается от кариотипа 52-хромосомной формы подземной полевки отсутствием перицентрической инверсии в первой паре аутосом (эта пара у нее акроцентрическая) и наличием двух пар среднеразмерных акроцентриков вместо пары крупных субметацентриков. Морфология и размеры остальных пар хромосом, в том числе половых, у них сходны.

С-окраска хромосомных препаратов показала, что у полевок из Приднепровья и Карпат гетерохроматин локализован в виде едва заметных блоков в 4—5 наименьших парах аутосом, а Y-хромосома — целиком гетерохроматиновая. У полевки из Северного Кавказа количество гетерохроматина значительно больше: он выявляется в прицентромерных районах 10 пар аутосом (две пары крупных, остальные — средне-мелкие, в том числе метацентрическая пара) и X-хромосомы, Y-хромосома — целиком гетерохроматиновая. 54-хромосомная форма подземной полевки до сих пор остается не изученной в этом отношении.

Кариотипическая дифференциация кустарниковых полевок (подрод *Pitymys*) настолько велика, что практически все виды имеют своеоб-

разные и неповторимые кариотипы (таблица), чего мы не можем сказать о форме *ukrainicus*, в случае видовой самостоятельности которой следовало бы ожидать и ее кариотипическое своеобразие. В пределах политипического вида *M. subterraneus* североевропейские формы имеют 2n=54, тогда как у южно- и центральноевропейских форм 2n=52, причем эти различия определяются единственной хромосомной перестройкой по типу робертсоновской транслокации (Jordan et al., 1971; Niethammer, 1982). Сопоставление полученных нами данных с литературными (Meylan, 1970; Jordan et al., 1971; Kral, Zima, 1978; Gamperl et al., 1982; Zima, 1984, 1986) свидетельствует, что кариологически украинская форма кустарниковых полевок не отличима от других 52-хромосомных форм подземной полевки (к сожалению, до сих пор остаются неизученными кариотипы восточноевропейских *M. subterraneus* из их типовых местностей, однако непрерывный их ареал и отсутствие сколь-либо существенных географических барьеров не позволяет предполагать выявление в будущем чего-либо нового). Анализ распространения хромосомных форм этого вида с учетом полученных данных свидетельствует, что всю юго-восточную часть ареала вида населяют полевки с 2n=52 и лишь на севере европейской части СССР возможны находки полевок с 2n=54 (рис. 2).

Хромосомные числа и морфология хромосом у палеарктических полевок подрода Pitymys (по Zima, Kral, 1984).

Вид	Форма	2n	NF a	Число пар двуплечих аутосом	Морфология половых хромосом	
					X	У
M. duodecimcostatus	*duodecimcostatus*	62	72—78	6—9	См	А
	lusitanicus	62	70—72	5—6	См-А	А—М
M. savii	*savii*	54	58	3	См-А	А
	felteni	54	54	1	А	А
	pyrenaicus	54	56	2	Ст	Ст
M. thomasi	*thomasi*	44	42—44	0—1	А-М	М
M. tatricus	*tatricus*	32	44	6	А	А-Ст
M. multiplex	*multiplex*	48	50	2	См	А
	liechtensteini	46	48	1—2	См	М
M. subterraneus	Ц. и Ю. Европа	52, В	56	3	М	А
	Сев. Европа	54	56	2	М	А
M. dagestanicus	весь Кавказ	54—52	54	1—2	М	А
M. nasarovi	Малый Кавказ	38—42	54	9—7	М	А
M. majori	Кавказ	54	58	2	М	А

Выявление маркерной хромосомной мутации (перицентрическая инверсия в 1-й паре аутосом) в популяции подземной полевки из Восточных Карпат значительно расширяет представления о географическом распространении этой перестройки. До сих пор она была известна для полевок из Чехословакии, Австрии и Болгарии. Учитывая низкую частоту этой мутации (в чехословацких популяциях, согласно Zima, 1986,— окколо 4—5 %), следует предположить, что она может быть найдена в дальнейшем в восточных популяциях вида в пределах области распространения полевок с 2n=52. В настоящее время эта инверсия не известна у полевок с 2n=54; равно как не выявлена она до сих пор и у полевок с 2n=52 к северу и востоку от основного водораздела Карпат. Следует отметить, что подземные полевки с 2n=54 кариологически (на уровне общей морфологии хромосом) занимают промежуточное положение между 52-хромосомной формой этого же вида и 54-хромосомной формой дагестанской полевки, отличаясь от последней лишь формой первой пары аутосом.

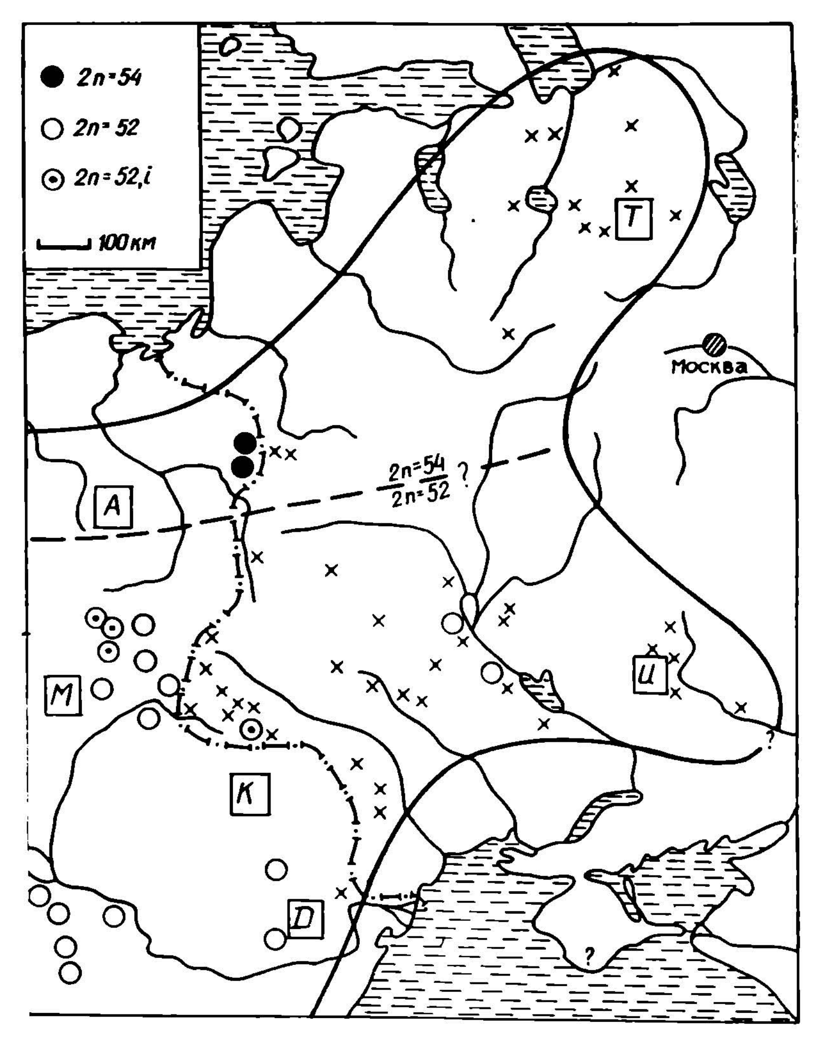


Рис. 2. Распространение подземной полевки в Восточной Европе (по Бобринскому и др., 1965 с дополнениями) и места находок разных хромосомных форм этого вида (данные по зарубежной части ареала взяты из Kral, Zima, 1978 и Niethammer, 1982). Буквами на карте обозначены типовые местности (*U* — *ukrainicus* Vinogradov, 1922; *A*.— *atratus* Stein, 1931; *D* — *dacius* Miller, 1908; *K* — *klozeli* Ehik, 1942; *M* — *matrensis* Ehik, 1930; *T* — *transvolgensis* Schaposchnicov et Schanev, 1958).

Примечательно, что различия в морфологии 1-й пары аутосом, являющейся маркерной для большинства видов уже благодаря своим размерам, нередко проявляются у ряда форм *Pitymys* и *Microtus* s. str. как на межвидовом, так и на внутривидовом уровне. Во всех проанализированных нами случаях отмечаются более или менее строго фиксированные морфотипы: Ст-центрический — наиболее часто, А-центрический — реже, См-центрический — наиболее редко. Вероятно, эта пара является 2—3-составной и мы имеем дело с проявлением закона гомологической изменчивости Н. И. Вавилова на кариологическом уровне. Исходным для полевок, вероятно, был Ст- или А-центрический морфотип этой пары аутосом, а ее появление в результате слияния 2 (или 3) пар у одной из предковых форм, судя по всему, сопряжено с возникновением у полевок хромосомного полиморфизма и кариотипической дифференциации.

Значительное морфологическое и кариотипическое сходство *M. (P.)* ex gr. *subterraneus* и *M. (P.)* ex gr. *dagestanicus* позволяет рассматри-

вать их в пределах одной группы видов *subterraneus*, из чего также следует и то, что проникновение 54-хромосомной формы подземной полевки на север Европы могло происходить не с запада на восток (палеокариологические реконструкции см. в работах Kral, 1972; Kratochvil, Kral, 1974), а в обратном направлении.

В настоящее время систему *Pitymys* и положение в ней *M. subterraneus*, с учетом кариологических характеристик видов, можно рассматривать следующим образом:

1. Группа видов *ibericus*, 1 вид — *M. duodecimcostatus* (включая форму *lusistanicus*).
2. Группа видов *savii*, 2 вида — *M. savii* (? в т. ч. *felteni*) и *M. pyrenaicus*.
3. Группа видов *"thomasi"*, 1 вид — *M. thomasi* (вкл. *atticus*).
4. Группа видов *"multiplex"*, 2 вида — *M. multiplex* (вкл. *lichtensteini* и, вероятно, *bavaricus*) и *M. tatricus*.
5. Группа видов *"subterraneus"*, 3 вида — *M. subterraneus* (вкл. *ukrainicus*), *M. daghestanicus* и *M. nasarovi*.
6. Группа видов *majori*, 1 вид — *M. majori*.

Эта схема несколько отлична от принятой в работе Й. Кратохвила (Kratochvil, 1970; критические замечания см. Громов, Поляков, 1977). Порядок расположения групп в целом отражает их родственные взаимоотношения. Из *Pitymys* исключены группа *pinetorum* и группа *schelkovnicovi*. Последнюю мы относим вслед за Шидловским (1972) к *Neodon*. Возможно, *M. bavaricus* следует рассматривать в составе группы *thomasi*, причем, весьма вероятно, последняя, как и *M.* ex gr. *dagestanicus* — *nasarovi* — не более, чем отдельные звенья «вееров» хромосомных форм, географически замещающих друг друга.

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР.— М.: Просвещение, 1965.— 383 с.

Громов И. М., Баранова Г. И. Каталог млекопитающих СССР.— Л.: Наука, 1981.— 456 с.

Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae).— Л.: Наука, 1977.— 504 с.— (Фауна СССР. Млекопитающие; Т. 3. Вып. 8).

Козловский А. И. Возможность посмертного определения кариотипа у мелких млекопитающих // Зоол. журн.— 1974.— **53**, № 12.— С. 1871—1872.

Орлов В. Н., Булатова Н. Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих.— М.: Наука, 1983.— 406 с.

Павлинов И. Я., Россолимо О. Л. Систематика млекопитающих СССР.— М.: Изд-во МГУ, 1987.— 285 с.— (Тр. зоомузея МГУ; Т. 25).

Шидловский М. В. Определитель грызунов Закавказья. 2-е изд.— Тбилиси: Мецниереба, 1976.— 255 с.

Gamperl R., Ehmann Ch., Bachmann K. Genome size and heterochromatin variation in rodents // Genetica (Ned.).— 1982.— **58**, N 3.— P. 199—212.

Graf J.-D. Genetique biochimique, zoogéographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia) // Rev. Suisse Zool.— 1982.— **89**, N 3.— P. 749—787.

Jordan M., Kowalski K., Kubiak R., Rudek Z. Cytotaxonomic studies of the genus Pitymys in Poland I.// Folia Biol. (Warszawa).— 1971.— **19**, N 4.— P. 443—447.

Kral B. Chromosome characteristics of Murinae and Microtinae from Czechoslovakia // Acta Sci. Nat. Brno.— 1972.— **6**, N 12.— P. 1—78.

Kral B., Zima J. Choromosomal polymorphism in Pitymys subterraneus (Microtidae, Rodentia) // Folia Zool. (Brno).— 1978.— **27**, N 1.— P. 13—24.

Kratochvil J., Kral B. Die Karyotypenforschung als Weg zur Erkenntnis der Evolution europäischer Arten 3 der Gattung Pitymys // Symp. Theriol.— 1974.— **2**.— S. 299—311.

Kratochvil J., Kral B. Karyotypes and relationships of Palaearctic "54-chromosome" Pitymys species (Microtidae, Rodentia) // Zool. Listy.— 1974.— **23**, N 4.— P. 289—302.

Meylan A. Caryotypes et distribution de quelques Pitymys Europeens // Rev. Suisse Zool.— 1970.— **77**, N 3.— P. 562—575.

Niethammer I. Microtus subterraneus (de Selys-Longchamps, 1836) — Kurzohrmaus // Niethammer J., Krapp F. (eds.). Handbuch der Säugetiere Europas, 2/1.— Wiesbaden: Acad. Verlag., 1982.— P. 397—418.

Zima J. A chromosomal banding study of Pitymys subterraneus (Arvicolidae, Rodentia) // Folia Zool. (Brno).— 1984.— **33**, N 3.— P. 223—228.

Zima J. Chromosomal and epigenetic variation in a population of the pine vole, Pitymys subterraneus // Ibid.— 1986.— **35**, N 4.— P. 333—345.
Zima J., Kral B. Karyotypes of European Mammals II // Acta Sc. Nat. Brno.— 1984.— **18**, N 8.— P. 1—62.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР (Киев)

Поступила в редакцию 24.02.88

УДК 569.325.2(478.9)

М. А. Ербаева, К. И. Шушпанов

ПЛИОЦЕНОВЫЕ ПИЩУХИ МОЛДАВИИ

На территории Молдавии известны многочисленные местонахождения фауны мелких млекопитающих (грызуны и зайцеобразные) миоцен-плейстоценового возраста, большинство которых открыты и изучены в последнее десятилетие (Баранова, Конькова, 1974, Шушпанов, 1980, Лунгу, 1981 и др.).

В статье приводится описание остатков пищух из местонахождений Войничево, Мусаид, Николаевка, Новая Этулия, Танатары и Тартаул. Это *Prolagus* cf. *oeningensis* (König, 1825), *Ochotona antiqua* (Pidoplitshko, 1938), *Pliolagomys gigas* (Argyropulo et Pidoplitshko, 1939), известные из ряда других местонахождений Молдавии и Украины. Для сравнения использованы материалы из коллекции Зоологического института АН СССР, Института зоологии АН УССР, Геологического института АН СССР, Палеонтологического института АН СССР.

Авторы выражают глубокую благодарность за предоставление материала и консультации И. М. Громову, В. А. Топачевскому, Л. П. Александровой, А. К. Агаджаняну.

LAGOMORPHA BRANDT, 1855
PROLAGIDAE GUREEV, 1960
PROLAGINAE GUREEV, 1960
PROLAGUS POMEL, *1825*

Prolagus cf. *oeningensis* (König. 1825) (рисунок, *17*).

Материал. P_3 — 1, Танатары. Длина 1, 8, ширина 1,7 мм.

По структуре жевательной поверхности P_3 описываемая пищуха наиболее близка к *Prolagus oeningensis*. Остатки *Prolagus* известны на территории СССР лишь из местонахождений у с. Каменское (Топачевский, 1962) и Котловина (Агаджанян, Ербаева, 1983).

OCHOTONIDAE THOMAS, 1897
LAGOMYINAE LILLJEBORG, 1866
OCHOTONA LINK, 1795

Ochotona antiqua (Pidoplitshko, 1938) (рисунок, *1—5*)

Материал. Фрагменты нижнечелюстных ветвей с разным числом зубов: правых — 16, левых — 22, фрагменты верхнечелюстных ветвей с разным числом зубов: правых и левых по 5 экз.— Войничево. Изолированные зубы: P^2 — 1, P^3 — 1, P_3 — 1 — Мусаид.

Пищуха средних размеров. Нижнечелюстные ветви массивные, наиболее утолщены они у P_4 и M_1 за счет выступающих в стороны стенок альвеол этих зубов и нижнего резца в его корневой части. Сочленовный отросток довольно выпрямлен, слабо отогнут назад. На внутренней его поверхности имеются углубления для прикрепления мышц. Соч-